Paläontologische Zeitschrift	74 (4)	533–542	7 Abb.	Stuttgart, Februar 2001

Les Subioblattidae (Blattodea, Insecta) du Trias d'Asie Centrale

The Subioblattidae (Blattodea, Insecta) from the Triassic of Central Asia

FRANCINE PAPIER, Strasbourg & ANDRÉ NEL, Paris

Avec 7 figures

Résumé: Deux nouvelles Subioblattidae (Blattodea) du Trias d'Asie Centrale sont décrites: *Subioblatta madygenica* n. sp. de la Formation Madygen au Kirghizistan (Trias moyen/supérieur) et *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. de la Formation Tologoi au Kazachstan (Trias supérieur). Ces deux espèces qui se distinguent essentiellement par la Sc (ramifiée chez *Subioblatta madygenica* n. sp. et simple chez *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp.) sont à classer dans les Subioblattidae et non dans les Spiloblattinidae comme l'a indiqué VISHNYAKOVA (1993, 1998). Les Subioblattidae sont caractérisées par une apomorphie (la Rs et ses ramifications sont incurvées sigmoïdalement) qui est présente chez les deux nouvelles espèces et absente chez les Spiloblattinidae. Les Subioblattidae montrent une vaste répartition géographique au Trias: en France, en Asie Centrale, en Chine et en Afrique du Sud.

Kurzfassung: Zwei neue Subioblattidae (Blattodea) der Trias von Zentral-Asien werden beschrieben: *Subioblatta madygenica* n. sp. aus den Madygen-Schichten von Kirghizistan (mittlere/obere Trias) und *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. aus den Tologoi-Schichten von Kazachstan (obere Trias). Die zwei Arten unterscheiden sich wesentlich durch eine verzweigte Sc bei *Subioblatta madygenica* n. sp. und eine einfache Sc bei *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. Diese Arten werden zu den Subioblattidae und nicht zu den Spiloblattinidae, wie von VISHNYAKOVA (1993, 1998) angenommen war, gestellt. Die Subioblattidae sind durch eine Apomorphie gekennzeichnet: Rs und seine Verzweigungen sind stark sigmoidal geschwungen. Bei den Spiloblattinidae fehlt dieses Merkmal. Während der Trias sind die Subioblattidae geographisch weit verbreitet: Sie sind bisher aus Frankreich, Zentral-Asien, China und Südafrika bekannt.

Introduction

Des Subioblattidae ont déjà été reconnues dans quelques localités triasiques, en particulier dans le Trias des Vosges (France) (PAPIER et al. 1994), en Afrique du Sud (RIEK 1976) et en Chine (LIN 1978). A présent, le Trias d'Asie Centrale nous permet également d'identifier des Blattodea pouvant être classés dans cette famille.

Le Trias de La Communauté des Etats Indépendants (ex URSS) est connu pour le grand nombre de gisements ayant livré des insectes fossiles (MARCHAL-PAPIER 1998). Mais le plus souvent les collections d'insectes fossiles récoltés sont peu abondantes. Cependant une formation, la Formation Madygen au Kirghizistan en Asie Centrale, a livré la plus importante collection d'insectes fossiles triasiques au monde (10000 à 15000 échantillons) (DOBRUSKINA 1995). Plusieurs ordres y sont représentés: les Coleoptera, les Hymenoptera, les Hemiptera, les Diptera, les Orthoptera, les Trichoptera, les Ephemeroptera, les Odonatoptera et les Blattodea. Les Blattodea sont les insectes dominants (environ 6500 échantillons), et représentent près de la moitié des insectes récoltés. Cette prédominance en effectif des Blattodea semble être de mise dans presque toute les collections d'insectes triasiques. D'après VISHNYAKOVA (1998), les Blattodea de la Formation Madygen appartiendraient à 5 familles: les Archimylacridae, les Poroblattinidae, les Mesoblattinidae, les Blattulidae et les Spiloblattinidae.

Une autre localité d'âge triasique, Kenderlyk au Kazachstan en Asie Centrale, a livré environ 1000 échantillons dont la plupart sont aussi des Blattodea.

Au cours d'un séjour au Laboratoire des Arthropodes de l'Académie des Sciences de Moscou, nous avons examiné les échantillons de Blattodea de Kenderlyk et ceux de Madygen que VISHNYAKOVA (1998) attribuaient aux Spiloblattinidae. Leur étude fait l'objet de cette note.

Localisations géographique et stratigraphique

Les localités fossilifères de la Formation Madygen sont situées au Kirghisistan, au sud de la ville de Fergana en Asie centrale. Deux sites se sont révélés très riches en insectes fossiles: Madygen à proximité de Batken et

Adresses des auteurs : Dr. FRANCINE PAPIER, Université Louis Pasteur, Ecole et Observatoire des Sciences de la Terre, 1, rue Blessig, F-67084 Strasbourg Cedex, France; Dr. ANDRÉ NEL, Muséum National d'Histoire Naturelle, Entomologie, 45, rue Buffon, F-75005 Paris, France.

0031–0220/01/0074–0533 $ 1.75
© 2001 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, D–70176 Stuttgart

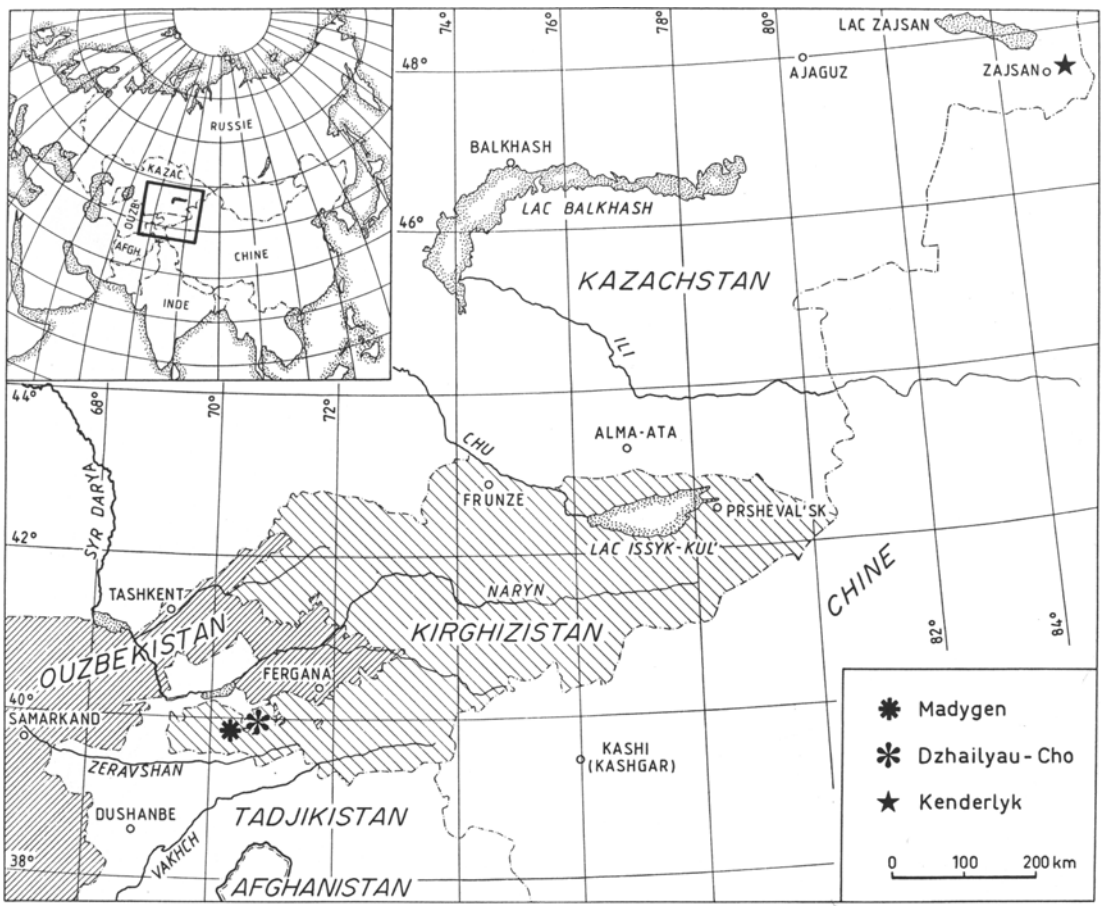


Fig. 1. Localisation géographique des gisements triasiques à entomofaune en Asie Centrale.- Geographical occurrences of the Triassic entomofauna in Central Asia.

Dzhailyau-Cho au nord du point culminant de la chaîne montagneuse du Turkestan (Fig. 1). La Formation Madygen consiste en dépôts lacustres et fluviatiles d'âge Ladinien/Carnien (Trias moyen/supérieur). Le sédiment argileux est d'une grande plasticité, ce qui conduit à des déformations des échantillons et fausse les dimensions réelles des fossiles.

La localité Kenderlyk est située au Kazachstan, au sud de Ust'Kamenogorsk et à l'est de Zajsan (Fig. 1). Les insectes fossiles proviennent de la partie supérieure de la Formation Tologoi dont l'âge correspond au Norien/Rhétien (Trias supérieur) (DOBRUSKINA 1994).

Etude systématique

Jusqu'à présent les Subioblattidae sont connues par deux genres et 4 espèces :

- *Subioblatta tongchuanensis* LIN 1978 (Trias supérieur de Chine)
- *Subioblatta recta* (LIN) PAPIER et al. 1994 (Trias supérieur de Chine)
- *Subioblatta undulata* PAPIER et al. 1994 (Trias inférieur/moyen de France)
- *Samaroblattella revelata* RIEK 1976 (Trias supérieur d'Afrique du Sud).

Le matériel étudié dans cette note est composé uniquement d'ailes antérieures.

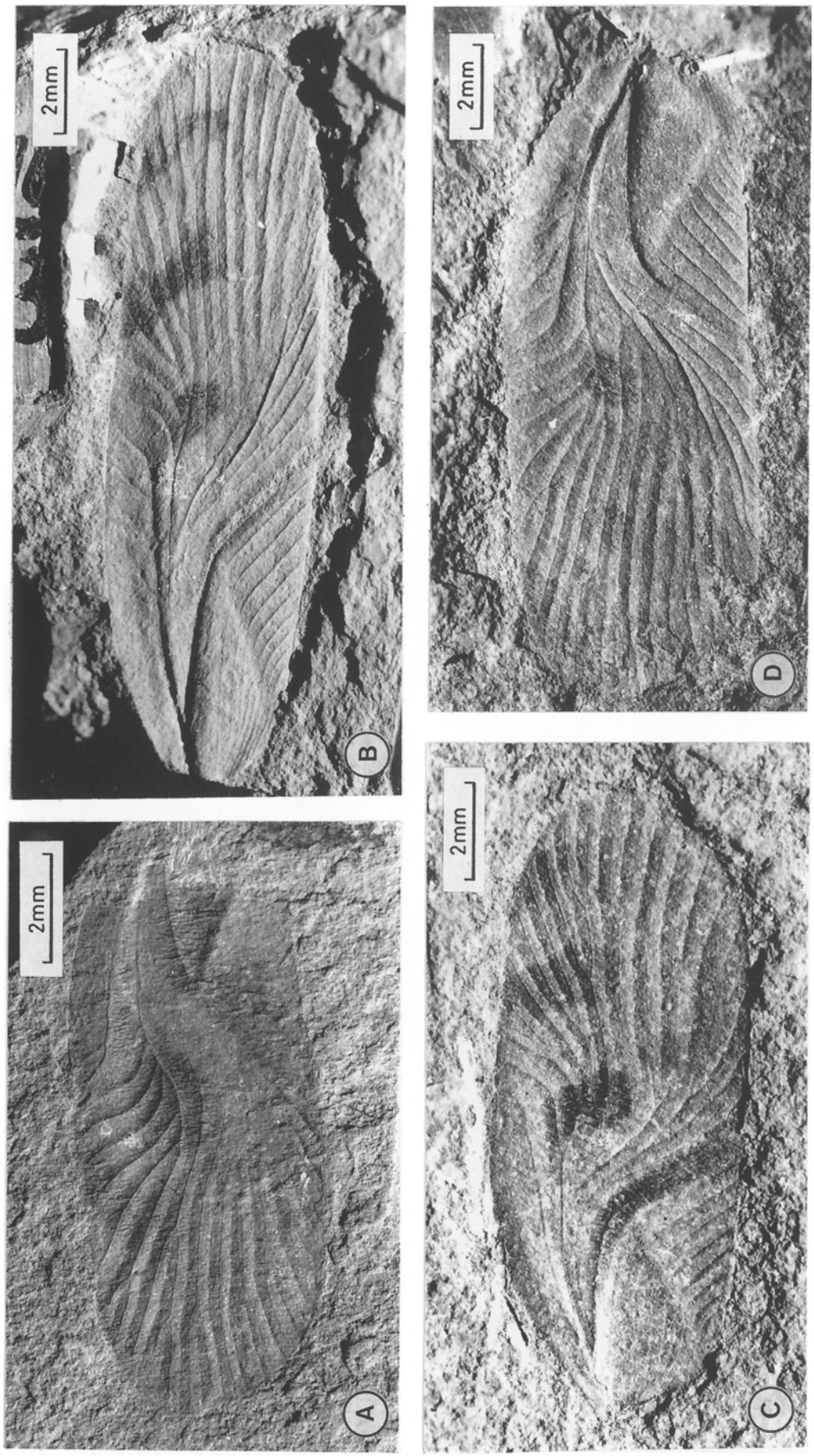
Ordre Blattodea BRUNNER 1882
Famille Subioblattidae (SCHNEIDER) PAPIER et al. 1994

Espèce-type: *Subioblatta tongchuanensis* LIN 1978; Trias supérieur (Formation Yenchang), Shensi, Chine.

Subioblatta madygenica n. sp.
Figs. 2A-D; 3A, B; 4A-E

Derivatio nominis: *madygenica*, en référence à la formation géologique d'où provient l'échantillon.
Holotype: n° 1465/2240; empreinte et contre-empreinte d'un tegmen bien conservé; collection PIN (Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow).
Paratypes: 1390/2240; 1393/2240; 1285/2240; 76/2555 (N.B.: le premier nombre correspond au numéro de l'échantillon et le second au numéro de la localité).

Fig. 2. *Subioblatta madygenica* n. sp. (Subioblattidae), Formation Madygen (Trias moyen/supérieur), Dzhailyau-Cho (Kirghizistan). Ailes antérieures.- Fore wings.- **A**: Paratype (éch. 76/2555); **B**: Paratype (éch. 1393/2240); **C**: Paratype (éch. 1285/2240); **D**: Holotype (éch. 1465/2240).


2mm
A
2mm
B
2mm
C
2mm
D

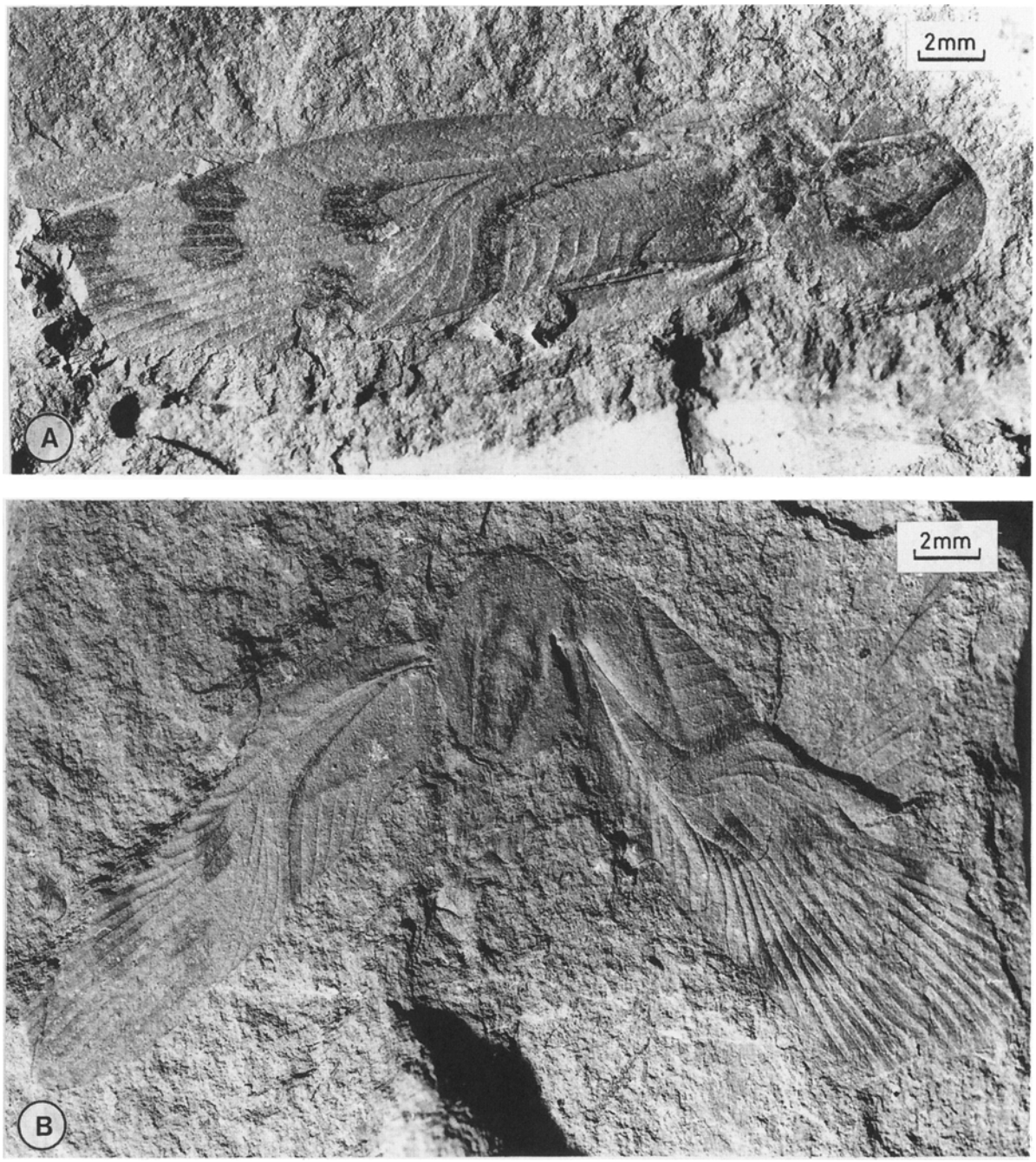


Fig. 3. *Subioblatta madygenica* n. sp. (Subioblattidae), Formation Madygen (Trias moyen/supérieur), Dzhailyau-Cho (Kirghizistan). Ailes antérieures et pronotum.- Fore wings and pronotum.- **A**: Paratype (éch. 1390/2240); **B**: éch. 994/2240.

Locus typicus: Dzhailyau-Cho, Kirghizistan en Asie centrale.
Stratum typicum: Formation Madygen (Ladinien/Carnien, Trias moyen/supérieur).

Diagnose: espèce bien caractérisée par des ailes tachetées ayant une Sc pectinée, une Rs incurvée sigmoïdalement avec des ramifications ondulées, de grands espaces internervuraires et une CuA avec des branches simples subperpendiculaires au bord postérieur de l'aile.

Description de l'holotype (éch. 1465/2240) (Figs. 2D; 4A): L'holotype est représenté par une empreinte et une contre-empreinte d'un tegmen bien conservé. Cette aile a une forme ovale. Sa longueur est environ 14,5 mm et sa largeur 5,5 mm, le rapport L/l est de 2,6. Des taches de coloration sont visibles.

Nervure sous-costale: La nervure Sc est longue (un peu moins de la moitié de la longueur de l'aile) et émet 4 branches dont la 3ème est bifurquée. Les ramifications de la Sc ont un aspect pectiné et l'espace costal est long et rubanné.

Nervure radiale: La nervure Rs montre une incurvation sigmoïdale très marquée et rejoint le bord antérieur de l'aile juste avant l'apex. Elle se ramifie en 5 branches dont la 4ème se bifurque deux fois. Les premières rami-

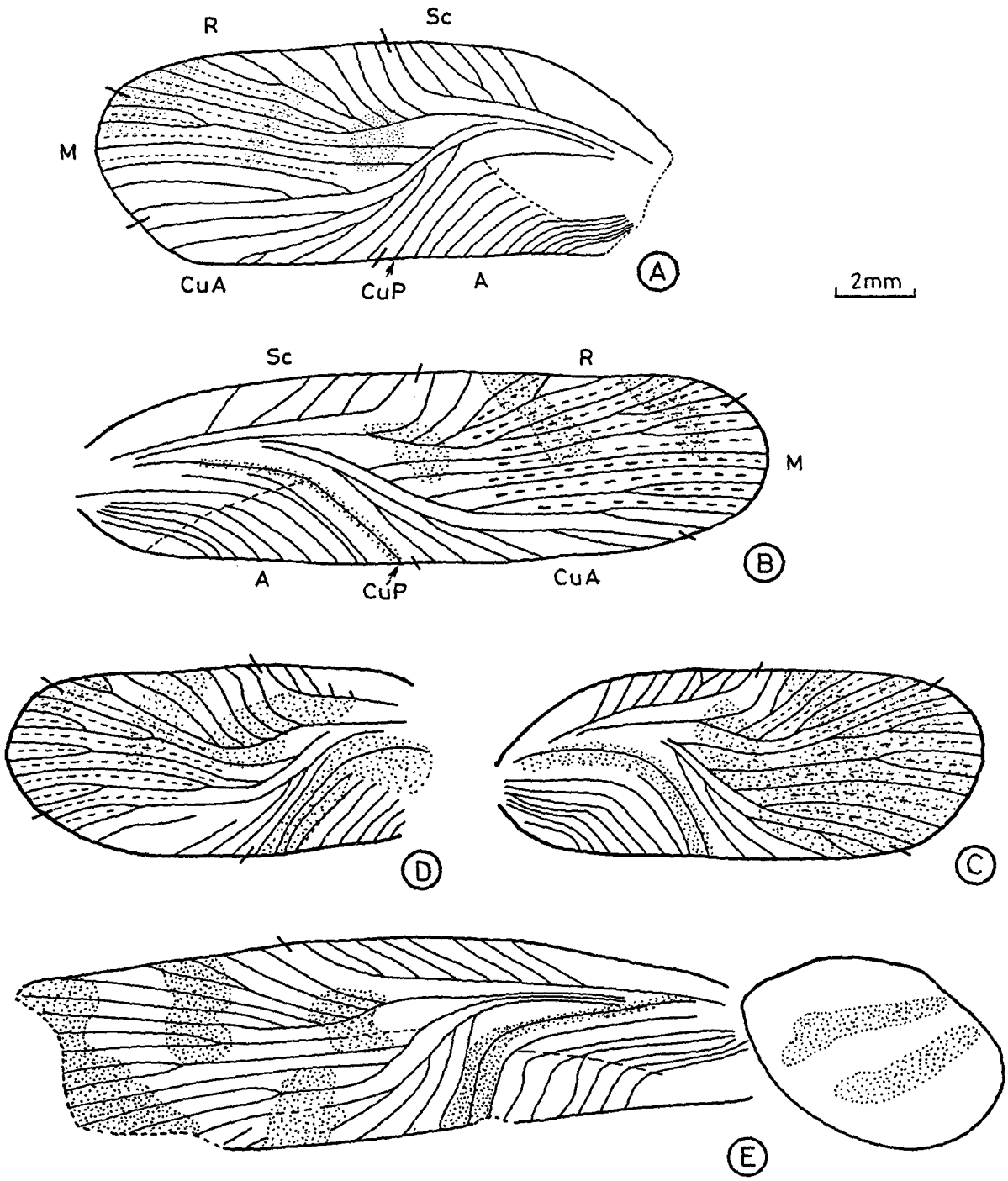


Fig. 4. *Subioblatta madygenica* n. sp. (Subioblattidae), Formation Madygen (Trias moyen/supérieur), Dzhailyau-Cho (Kirghizistan). Schémas de la nervation des ailes antérieures.- Drawings of the fore wing venation.- **A**: Holotype (éch. 1465/2240); **B**: Paratype (éch. 1393/2240); **C**: Paratype (éch. 1285/2240); **D**: Paratype (éch. 76/2555); **E**: Paratype (éch. 1390/2240).

fications de Rs sont sub-verticales et ont un aspect ondulé. Les nervures Rs et Sc présentent un espace important entre elles (une sorte de décrochement).

Nervure médiane: La nervure médiane qui montre aussi un espace internervuraire important avec la Rs, est incurvée et émet 4 branches dont la 1ère se termine par une fourche dans la région apicale. Toutes ses ramifications sont orientées vers la moitié antérieure de l'aile. Le système médian est assez simple.

Nervure cubitale: La nervure CuA émet 4 branches. Les deux premières sont simples et sub-perpendiculaires au bord postérieur de l'aile. La 3ème ramification se bi-

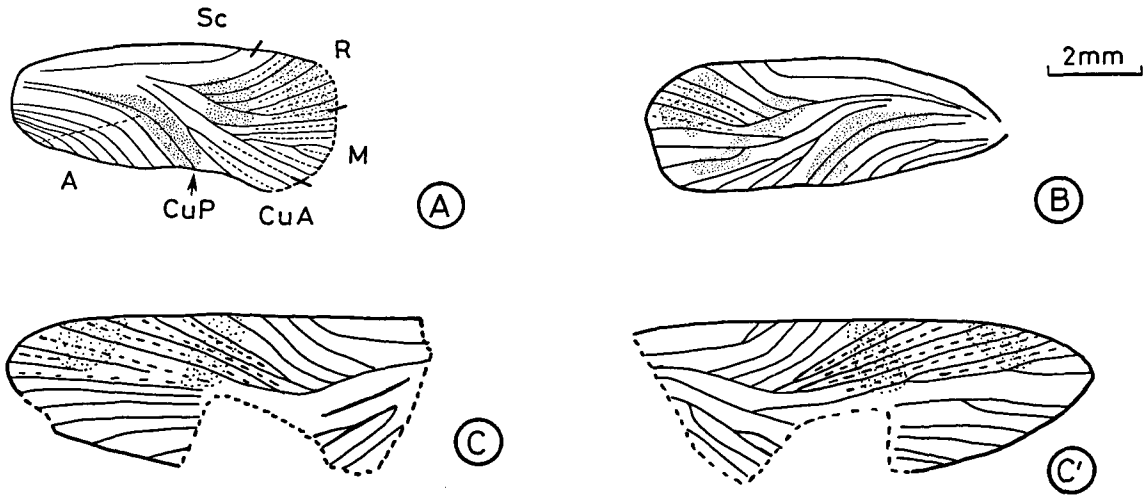


Fig. 5. *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. (Subioblattidae), Formation Tologoi (Trias supérieur), Kenderlyk (Kazachstan). Schémas de la nervation des ailes antérieures.- Drawings of the fore wing venation.- **A**: Holotype (éch. 238/2497); **B**: Paratype (éch. 235/2497); **C**: Paratype (éch. 2/1362) empreinte et contre-empreinte.

furque et la branche antérieure porte une très petite bifurcation terminale. La 4ème est simple et sub-parallèle au bord postérieur de l'aile.

Le champ anal: La CuP ou vena dividens est arquée et délimite le champ anal; un sillon le traverse en diagonale. Le champ anal qui est plus de deux fois plus long que large, comprend onze nervures sub-parallèles.

Un réseau et des nervures intercalaires dans le champ médian et à l'extrémité du champ radial sont présents. Des taches de couleur sont visibles sur la surface de l'aile.

Variabilité au sein de l'espèce: *Subioblatta madygenica* n. sp. montre, comme chez toutes les blattes, une grande variabilité nervuraire (PAPIER & GRAUVOGEL-STAMM 1995). Mais le même plan nervuraire fondamental se retrouve chez tous les échantillons. Des bifurcations supplémentaires ne sont pas significatives et ne permettent pas de créer de nouvelles espèces.

La nervure Sc peut avoir un nombre variable de ramifications (3 à 7), mais l'aspect pectiné est constant de même que la forme rubanée de l'aire costale. La nervure Rs émet également un nombre variable de ramifications (3 à 6) avec parfois des bifurcations supplémentaires. Le paratype 76/2555 montre particulièrement bien l'aspect ondulé et la subverticalité des premières branches de la Rs (Figs. 2A; 4D). La nervure médiane est relativement stable avec 6 à 8 terminaisons dans la région apicale. Le fait que toutes les ramifications soient orientées vers la moitié antérieure de l'aile est un caractère constant de l'espèce. La nervure cubitale et le champ anal sont aussi assez stables.

Des variations dans les dimensions des ailes existent aussi; elles peuvent avoir été induites par la plasticité du sédiment argileux (SHAROV 1968) ou être le signe d'un dimorphisme sexuel. Chez les blattes modernes, les ailes des femelles sont généralement plus courtes.

Le paratype 1390/2240 (Figs. 3A; 4E) dont la longueur est d'environ 19 mm a sûrement subi un allongement; ses nervures sont étirées, l'incurvation de la Rs et l'aspect ondulé de ses ramifications ne sont plus aussi prononcés. Aussi cet échantillon ne montre plus clairement les caractères essentiels de l'espèce. Toutefois il met en évidence les différences de morphologie liées à la fossilisation et illustre la prudence avec laquelle il faut déterminer les espèces. Cet échantillon montre également le pronotum avec deux bandes verticales colorées.

Le paratype 76/2555 (Figs. 2A; 4D) mesure 10,2 mm de long et pourrait provenir d'une femelle brachyptera.

Malgré la variabilité nervuraire et les différences de taille des ailes, nous les classons toutes dans la nouvelle espèce, *Subioblatta madygenica* n. sp. La présence de taches pigmentées très semblables sur de nombreux échantillons renforce encore leur attribution à une seule et même espèce.

Affinités: *Subioblatta madygenica* n. sp. peut être classée dans la famille des Subioblattidae telle qu'elle a été définie par PAPIER et al. (1994). En effet, cette blatte montre une incurvation sigmoïdale de la Rs et de ses ramifications, de grands espaces internervuraires (synapomorphie du genre), une Sc longue sous-tendant un champ costal allongé, rubané et un champ anal plutôt long et étroit.

La comparaison de *S. madygenica* n. sp. avec les autres espèces de la famillle des Subioblattidae montre que son attribution à un nouveau taxon est justifiée.

- *Subioblatta undulata* (PAPIER et al. 1994), Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen; Vosges du Nord, France). Le schéma général de la nervation est très voisin, toutefois la nervure CuA ne montre pas de ramifications simples et sub-perpendiculaires au bord postérieur de l'aile comme chez *S. madygenica* n. sp.

De plus aucune coloration n'est visible chez *S. undulata* alors que chez *S. madygenica* n. sp., les taches de couleur sont assez constantes.

- *Subioblatta tongchuanensis* (LIN 1978) et *Subioblatta recta* (LIN) PAPIER et al. 1994, Formation Yenchang (Trias supérieur; Chine). *S. tongchuanensis* présente une nervure médiane très différente de celle de *S. madygenica* n. sp. En effet, celle-ci est très ramifiée dans la région apicale alors qu'elle est beaucoup plus simple chez *S. madygenica* n. sp. De plus les nervures du champ anal montrent deux bifurcations qui sont absentes chez *S. madygenica* n. sp. *S. recta* a un tegmen beaucoup plus grand (longueur environ 21 mm) que celui de *S. madygenica* n. sp.
- *Samaroblatella revelata* (RIEK 1976), Formation Molteno (Trias supérieur, Afrique du Sud). La Sc ne porte aucune ramification et le système médian parait beaucoup plus simple que chez *Subioblatta madygenica* n. sp.

Samaroblattella kenderlykensis n. sp.
Figs. 5A-C; 6A-D

Derivatio nominis: *kenderlykensis*, en référence à la localité d'où provient l'échantillon.
Holotype: n° 238/2497; empreinte d'un tegmen bien conservé, où manque toutefois une partie de l'apex; collection PIN (Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow).
Paratypes: n° 235/2497; 2/1362.
Locus typicus: Kenderlyk au Kazachstan en Asie centrale.
Stratum typicum: Formation Tologoi, Norien/Rhétien, Trias supérieur.

Diagnose: espèce bien caractérisée par une Sc longue, non ramifiée, une Rs avec une incurvation sigmoïdale et des ramifications ondulées, un grand espace entre Rs et Sc et des taches de couleur.

Description de l'holotype n° 238/2497 (Figs. 5A; 6B): L'holotype est représenté par l'empreinte d'un tegmen bien conservé de forme ovale, dont l'extrémité apicale manque. Sa longueur préservée est de 7 mm (estimée 8 mm), sa largeur de 3 mm et le rapport L/l est de 2,6. Des taches de couleur sont bien visibles à la surface de l'aile. Il faut noter également la présence de nervures intercalaires et l'absence de réseau.

Nervure sous-costale: La Sc est longue (plus de la moitié de la longueur estimée de l'aile) et dépourvue de toute ramification. L'espace costal est long et rubanné.

Nervure radiale: La Rs montre une incurvation sigmoïdale très marquée et se ramifie en 4 branches simples, ondulées vers le bord antérieur. Les nervures Rs et Sc présentent un large espace internervuraire.

Nervure médiane: La médiane est incurvée et émet 3 branches dont la dernière porte une ramification terminale.

Nervure cubitale: La CuA ne montre qu'une seule bifurcation.

Le champ anal: La CuP est arquée et soulignée par une coloration prononcée. Dans le champ anal qui est traversé en diagonale par un pli marqué, 7 nervures parallèles sont visibles. La longueur du champ anal représente plus du double de sa hauteur.

Affinités: *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. est à classer dans la famille des Subioblattidae telle qu'elle a été définie par PAPIER et al. (1994). Elle est caractérisée par une incurvation sigmoïdale de Rs et de ses ramifications, de grands espaces internervuraires, une Sc longue sans ramification sous-tendant un champ costal allongé, rubané et un champ anal plutôt long et étroit.

Comparaisons: Le genre *Samaroblattella* se distingue du genre *Subioblatta* par l'absence de ramifications sur la Sc (toutefois une petite ramification terminale peut être présente).

Samaroblattella revelata (RIEK 1976) de la Formation Molteno (Trias supérieur, Afrique du Sud) qui est la seule espèce connue jusqu'à présent montre des nervures intercalaires et un réseau alors que *S. kenderlykensis* ne montre que des nervures intercalaires. De plus *S. kenderlykensis* présente des taches de couleur bien marquée alors qu'elles sont absentes chez *S. revelata*.

Ces différences nous ont donc amené à établir la nouvelle espèce *Samaroblattella kenderlykensis*.

cf. *Subioblatta recta* (LIN) PAPIER et al. 1994
Fig. 7

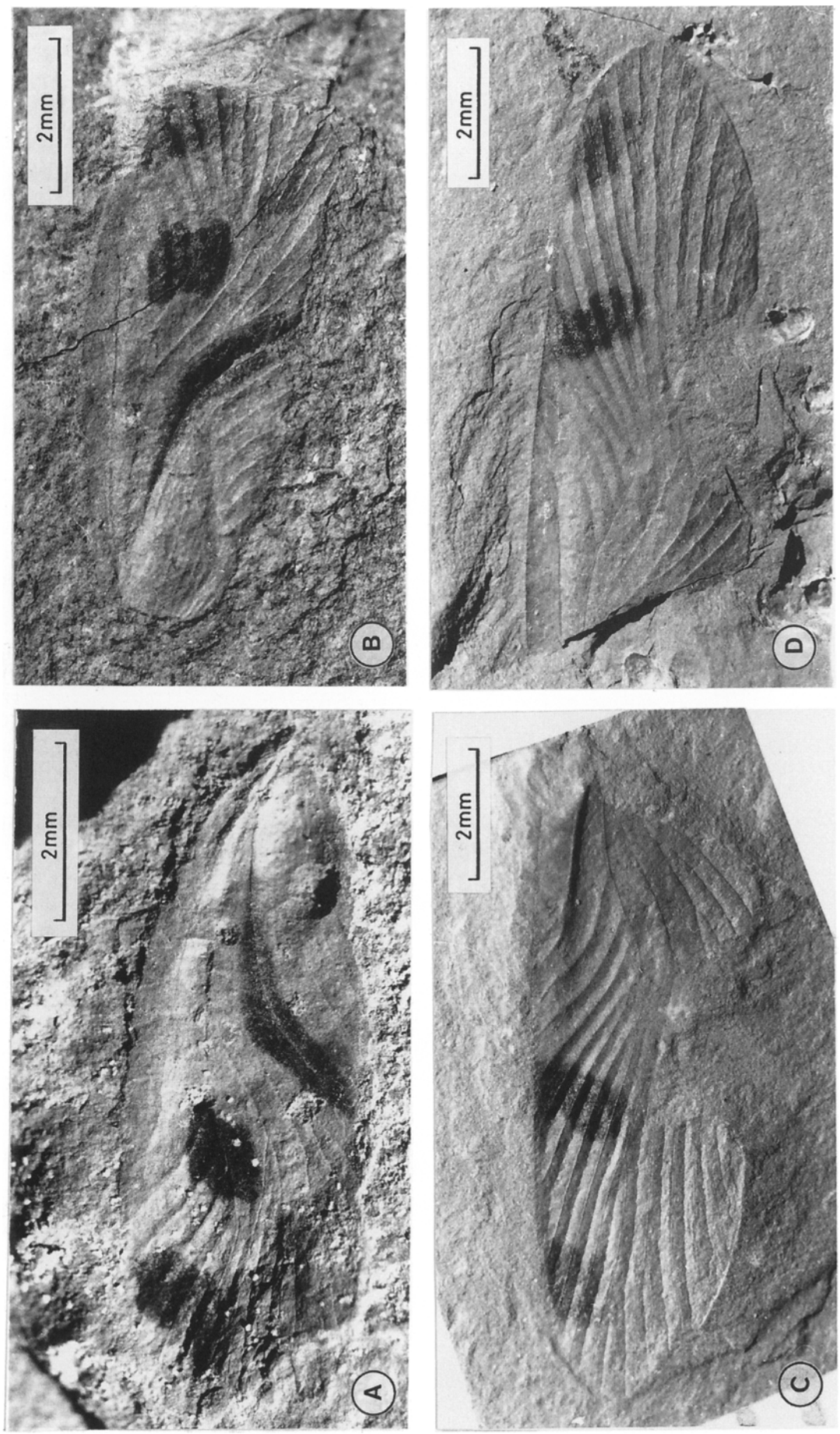
Echantillon: 1/1392, Kenderlyk, Kazachstan (Asie Centrale). Formation Tologoi, Norien/Rhétien, Trias supérieur (Fig. 7).

D'après les restes de sa nervation alaire (Sc longue et ramifiée, champ anal long et étroit, CuA subperpendiculaire au bord postérieur de l'aile) l'échantillon semble appartenir à l'espèce *S. recta* (LIN) PAPIER et al. 1994 du Trias supérieur de Chine. De plus les deux espèces ont des dimensions voisines, la partie préservée de l'échantillon du Kazachstan mesure 10,6 mm mais sa taille réelle peut être estimée à environ 20 mm comme celle de l'espèce chinoise (21 mm). Cependant, la conservation incomplète du spécimen du Kazachstan ne permet pas de l'attribuer de façon certaine à *Subioblatta recta*. De plus des taches de couleur sont visibles sur notre spécimen, ce qui n'est pas mentionné et n'est pas visible sur la photo et la figure dans LIN (1978).

Discussions

Les échantillons qui dans la présente note sont attribués à *Subioblatta madygenica* n. sp., *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. et cf. *Subioblatta recta* (LIN) PAPIER et al. 1994 ont tous à l'origine été désignés comme étant des *Samaroblattella* et classés dans la famille des Spiloblattinidae (HANDLIRSCH 1906) par VISHNYAKOVA (1993, 1998).

Ce dernier auteur (1993) signale la présence de *Samaroblattella* dans le Trias moyen/supérieur du Bassin de la Pechora (nord-ouest de l'Oural) et d'Asie centrale, de même que dans le Trias supérieur du Kazachstan


2mm
A
2mm
B
2mm
C
2mm
D

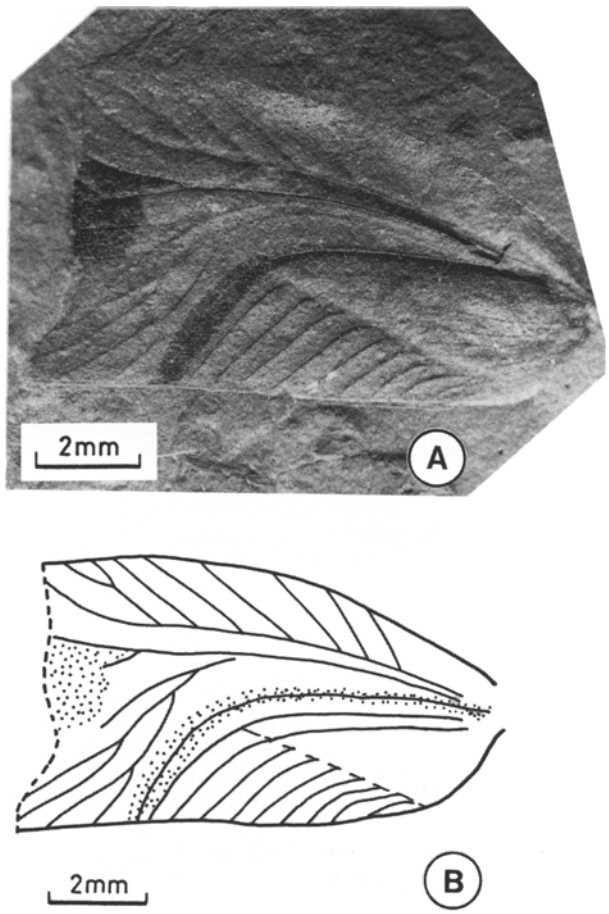


Fig. 7. cf. *Subioblatta recta* (LIN) PAPIER et al. 1994 (Subioblattidae), Formation Tologoi (Trias supérieur) Kenderlyk (Kazachstan). Ech. 1/1392.- **A**: Aile antérieure. Fore wing. **B**: schéma de la nervation. Drawing of the venation.

et d'Afrique du Sud. En ce qui concerne l'échantillon de la Pechora que nous avons examiné pendant notre séjour à Moscou, il s'agit d'un échantillon incomplet, mal conservé et donc inutilisable. D'après VISHNYAKOVA (1998) les échantillons de *Samaroblattella* du Trias moyen/supérieur d'Asie centrale proviennent de la Formation Madygen. Quant aux échantillons du Trias supérieur du Kazachstan, VISHNYAKOVA (1993) n'a pas donné de précisions en ce qui concerne la localité, mais ils sont sans aucun doute originaires de Kenderlyk. L'espèce du Trias supérieur d'Afrique du Sud évoquée par VISHNYAKOVA (1993) est *Samaroblattella revelata* (RIEK 1976).

VISHNYAKOVA (1993, 1998) a classé le genre *Samaroblattella* dans la famille des Spiloblattinidae, sous-famille des Permoblattininae, mais cette classification est erronée car les Blattodea attribués à ce genre ne montrent pas les caractères de cette famille.

D'après SCHNEIDER (1982) en effet, les Spiloblattinidae sont caractérisées par: une Sc presque rectiligne, de grands espaces internervuraires entre les nervures principales, un champ costal long et rubanné, une radiale et surtout une médiane bifurquées loin de la base de l'aile, une CuA incurvée sigmoïdalement. Aucun des genres classés dans la famille des Spiloblattinidae, à savoir l'espèce-type *S. gardineri* (SCUDDER 1885), *Sysciolata, Sysciophlebia* et *Kinklidoblatta* ne montre une Rs incurvée sigmoïdalement avec des ramifications ondulées comme cela est visible chez *Subioblatta* et *Samaroblattella*. Cette apomorphie absente chez les Spiloblattinidae suffit à séparer ces genres des Spiloblattinidae et à les classer dans une autre famille, les Subioblattidae.

VISHNYAKOVA (1993) a encore classé d'autres genres dans les Spiloblattinidae, Permoblattininae à savoir *Pycnophlebia* [sic] (SELLARDS 1908), *Permoblattina* (TILLYARD 1937) et *Sysciolata* (GUTHÖRL 1932).

Mais il faut signaler que le genre *Pycnophlebia* (SELLARDS 1908) est en réalité un Orthoptera du Jurassique supérieur de la Bavière (Allemagne) décrit par DEICHMÜLLER (1886) et non pas un Blattodea. Comme SELLARDS (1908) a également mentionné une blatte du genre *Pycnoblattina*, nous supposons que VISHNYAKOVA (1993) a commis une confusion entre *Pycnophlebia* et *Pycnoblattina*. *Pycnoblattina* et *Permoblattina* ne peuvent être classés dans les Subioblattidae en raison de l'absence d'une Rs incurvée sigmoïdalement et de l'absence d'ondulation de ses ramifications, ces deux genres sont donc bien des Spiloblattinidae.

En ce qui concerne *Sysciolata* les caractères sont moins nets. En effet, ce genre montre une Rs incurvée sigmoïdalement et un champ costal long et rubané, ce qui le rapproche des Subioblattidae. Cependant ce genre possède aussi une M beaucoup plus développée et un champ anal aussi haut que long, ce qui l'éloignent des Subioblattidae. La position systématique de *Sysciolata* demeure donc incertaine.

Conclusions

Cette étude nous a permis de préciser la position systématique de quelques Blattodea d'Asie Centrale qui avaient été attribués à tort aux Spiloblattinidae par VISHNYAKOVA (1993, 1998). En effet, les deux nouvelles espèces identifiées, *Subioblatta madygenica* et *Samaroblattella kenderlykensis* sont à classer dans les Subioblattidae.

Les Subioblattidae ont une large répartition géographique au Trias (Chine, France, Asie centrale et Afrique du Sud) de même que temporelle puisqu'elles ont existé du Trias inférieur au Trias supérieur.

Il serait intéressant de faire des recherches dans les collections d'insectes de la Formation d'Ipswich (Australie) et de la Formation Cow Branch (Virginie, USA), qui sont

Fig. 6. *Samaroblattella kenderlykensis* n. sp. (Subioblattidae), Formation Tologoi (Trias supérieur), Kenderlyk (Kazachstan). Ailes antérieures.- Fore wings.- **A**: Paratype (éch. 235/2497); **B**: Holotype (éch. 238/2497); **C, D**: Paratype (éch. 2/1362) empreinte et contre-empreinte.

d'âge triasique afin de déterminer si les Subioblattidae y figuraient aussi. A priori les collections d'insectes de la Formation d'Ipswich pourraient, comme celles d'Afrique du Sud, très bien en contenir puisque ces deux continents étaient encore en connexion au Trias.

Remerciements

Nous remercions le Laboratoire des Arthropodes de l'Académie des Sciences de Moscou et plus particulièrement le Professeur VLADIMIR V. ZHERIKHIN pour leur accueil, leur aide précieuse et le prêt des échantillons. Nous remercions aussi LÉA GRAUVOGEL-STAMM pour la réalisation des photos.

Ce travail a été effectué dans le cadre du réseau scientifique 'Fossil Insects' de la Fondation Européenne de la Science.

Bibliographie

DEICHMÜLLER, J. V. 1886. Die Insekten aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum. – Mitteilungen aus dem königlichen mineralogisch-geologischen und praehistorischen Museum in Dresden **7**: 1-84, Dresden.

DOBRUSKINA, I. A. 1994. Triassic Floras of Eurasia. – Österreichische Akademie der Wissenschaften, Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen **10**: 1-422, Wien, New York (Springer-Verlag).

— 1995. Keuper (Triassic) Flora from Middle Asia (Madygen, Southern Fergana). – New Mexico Museum of Natural History & Science. Bulletin **5**: 1-49, Albuquerque.

GUTHÖRL, P. 1932. Neue Insekten-Reste aus dem Rotliegenden von Ober-Franken und Thüringen. – Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen geologischen Vereines **21**: 44-49, Stuttgart.

LIN, QIBIN 1978. On the fossil Blattoidea of China. – Acta Entomologica Sinica **21** (3): 335-344, Pékin.

MARCHAL-PAPIER, F. 1998. Les insectes du Buntsandstein des Vosges (NE de la France). Biodiversité et contribution aux modalités de la crise biologique du Permo-Trias. – Thèse Université Louis Pasteur: 177 pp., 30 pls., Strasbourg.

PAPIER, F. & GRAUVOGEL-STAMM, L. 1995. Les Blattodea du Trias: le genre *Voltziablatta* n. gen. du Buntsandstein supérieur des Vosges (France). – Palaeontographica, (A) **235** (4-6): 141-162, Stuttgart.

PAPIER, F.; GRAUVOGEL-STAMM, L. & NEL, A. 1994. *Subioblatta undulata* n. sp., une nouvelle blatte (Subioblattidae SCHNEIDER) du Buntsandstein supérieur (Anisien) des Vosges (France). Morphologie, systématique et affinités. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte **1994** (5): 277-290, Stuttgart.

RIEK, E. F. 1976. A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa. – Annals of the Natal Museum **22** (3): 791-820, Pietermaritzburg.

SCHNEIDER, J. 1982. Entwurf einer biostratigraphischen Zonengliederung mittels der Spiloblattinidae (Blattodea, Insecta) für das kontinentale euramerische Permokarbon. – Freiberger Forschungshefte, (C) **375**: 27-47, Leipzig.

SELLARDS, E. H. 1908. Cockroaches of the Kansas Coal Measures and of the Kansas Permian. – University Geological Survey Kansas **9**: 501-541, Topeka.

SHAROV, A. G. 1968. Filogeniya ortopteroidnyk nasekomykh. – Trudy paleontologicheskogo instituta akademii nauk SSSR **118**: 1-216, Moskva [traduit en 1971: Phylogeny of the Orthoperoidea. – Israel program for scientific translations: 251 pp., Jerusalem].

TILLYARD, R. J. 1937. Kansas Permian Insects. Part. 20. The Cockroaches, or order Blattaria. Part I. – American Journal of Science, (5) **34**: 169-202, New-Haven.

VISHNYAKOVA, V. N. 1993. New Paleozoic Spiloblattinidae from Russia. – Paleontological Journal **27** (1A): 135-147, Washington.

— 1998. Cockroaches (Insecta, Blattodea) from the Triassic Madygen Locality, Central Asia. – Paleontological Journal **32** (5): 505-512, Moskva [traduit de Paleontologicheskii zhurnal **5**: 69-76, 1998].

Eingang des Manuskriptes am 20. Januar 2000;
Annahme durch die Schriftleitung am 1. November 2000.